

第3届全国博士后生命科学学术论坛(中国博士后科学基金会, 中国农业大学, 2005年)

## 全生育期二氧化碳与温度处理对水稻生理性状的影响初报

谢立勇<sup>1,2</sup> 林而达<sup>1</sup> 孙芳<sup>1</sup> 赵海燕<sup>1</sup>

(1. 中国农业科学院 农业环境与可持续发展研究所, 北京 100081; 2. 沈阳农业大学 农学院, 沈阳 110161)

**摘要** 为揭示大气中二氧化碳浓度与温度增高对水稻生长发育与产量形成的影响机理, 采用半开放式二氧化碳-温度梯度系统对水稻全生育期进行梯度处理。研究表明, 550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$   $\text{CO}_2$  浓度及温度升高 1.5、650  $\mu\text{mol}/\text{mol}$   $\text{CO}_2$  浓度及温度升高 2.0 处理提高了水稻叶片叶绿素含量, 灌浆期比对照(400  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  及自然温度下)分别增加 13.41% ~ 16.74%, 但对叶绿素 a/b 的比值影响较小; 可溶性糖含量从拔节期开始随  $\text{CO}_2$  浓度及温度增加而升高, 增幅为 6.06% ~ 14.82%; 可溶性蛋白含量总体上各处理结果均低于对照; 脯氨酸含量在生育前期高于对照, 在抽穗期趋于相同, 在灌浆前期明显低于对照。表明  $\text{CO}_2$  浓度与温度增高改变了水稻生理性状, 改变了水稻生长对物质和能量需求平衡, 延长了生育期, 此点为导致水稻产量形成的最终变化提供了理论证据和支持。

**关键词** 二氧化碳浓度增高; 温度增高; 水稻全生育期; 叶绿素; 可溶性糖; 可溶性蛋白; 游离脯氨酸

中图分类号 S 5.11.01

文章编号 1007-4333(2006)01-0017-05

文献标识码 A

## Effects of $\text{CO}_2$ enrichment and temperature increase during growth duration on physiological characteristics of rice

Xie Liyong<sup>1,2</sup>, Lin Erda<sup>1</sup>, Sun Fang<sup>1</sup>, Zhao Haiyan<sup>1</sup>

(1. Institute of Environment and Sustainable Development of Agriculture, China Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;

2. College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

**Abstract** To unveil the mechanism of effect of elevated  $\text{CO}_2$  concentration and temperature increasing on growth, development and yield formation of rice, many physiological characteristics of rice were measured from the half-open  $\text{CO}_2$ -temperature gradient system, which treated whole growth duration of rice by different  $\text{CO}_2$  concentrations and temperature levels. The result shows as, 550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$   $\text{CO}_2$  and 1.5 temperature increasing, 650  $\mu\text{mol}/\text{mol}$   $\text{CO}_2$  and 2.0 temperature increasing treatments increase chlorophyll contents of leaves to 13.41% - 16.74% than CK(400  $\mu\text{mol}/\text{mol}$   $\text{CO}_2$  and ambient temperature), especially during latter stages, but not changed rate of chlorophyll a/b. Soluble sugar content of treatments increase 6.06% - 14.82% than CK since jointing stage. Soluble protein content of treatments is lower than CK. Dissociate proline content of treatments is higher CK in early stage, is close to CK at earing stage, and is lower than CK at early filling stage. The result indicates that elevated  $\text{CO}_2$  concentration and temperature increasing has changed physiological characteristics of rice, also changed the demand of matter and energy of rice growth, and delayed growth duration. These changes affected yields formation process of rice.

**Key words** elevated  $\text{CO}_2$  concentration; temperature increase; whole growth duration of rice; chlorophyll; soluble sugar; soluble protein; dissociate proline

人类活动不断改变着人与自然的的关系。近 200 年来, 大气中  $\text{CO}_2$  浓度显著升高, 已经从工业革命

前的 280  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  增加到目前的 370  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ , 并且这种增长趋势仍在继续。虽然各国采取了相应的

收稿日期: 2005-12-27

基金项目: 中-英国际合作项目; 国家科技攻关课题资助项目(2004-BA611B-02)

作者简介: 谢立勇, 博士后, 副教授, 主要从事作物生态与可持续发展教学与研究, E-mail: xly0910@yahoo.com.cn;

林而达, 研究员, 通讯作者, 从事全球气候变化与可持续发展研究, E-mail: lined@ns.ami.ac.cn

减排措施,比如京都议定书的签订和千年发展目标的确立,但是在可预见的未来,CO<sub>2</sub>等温室气体的排放仍然不会得到根本的遏制,至2050年,大气中CO<sub>2</sub>含量将达到550 μmol/mol左右<sup>[1-2]</sup>,同时温度将升高1~2<sup>[1-2]</sup>

作为作物光合作用的基本原料之一,短期内CO<sub>2</sub>含量升高会刺激光合效率,增加作物干物质合成,利于提高作物产量。如果水肥供应充足,550 μmol/mol CO<sub>2</sub>处理使小麦和棉花等C<sub>3</sub>作物上层叶片净光合速率增加25%~45%,增产8%~28%;高粱等C<sub>4</sub>作物上层叶片净光合速率增加10%左右,增产0~25%<sup>[3-4]</sup>。同时也影响作物的生理性状,使植株含C量提高,含N量下降,改变作物的品质。但是,当作物长期处于高CO<sub>2</sub>浓度下,光合激发效应会变得迟钝,光合速率会逐渐下降,最终接近或低于普通大气CO<sub>2</sub>浓度下生长的对照水平,即光合作用对高CO<sub>2</sub>浓度的适应(acclimation)或称下调现象(down-regulation)现象<sup>[5]</sup>。例如用CO<sub>2</sub> 600 μmol/mol处理水稻幼苗,1 d后发现叶片光合效率较300 μmol/mol对照增加45.4%,但7和14 d后比对照分别低13.7%和21.1%<sup>[6]</sup>。此外,CO<sub>2</sub>浓度升高也导致全球气候变暖,引发一系列气候变化,给粮食生产和粮食安全带来巨大威胁,潜藏着巨大风险。于是,关于未来大气中CO<sub>2</sub>浓度增高对作物长期影响的研究更为复杂和紧迫。客观分析和评价CO<sub>2</sub>的肥效作用,准确评价CO<sub>2</sub>对作物生长发育等长期影响的综合效果及其机理,无疑,对提高粮食安全、避免粮食风险具有重要意义。但是,目前国内在CO<sub>2</sub>浓度增高对水稻生理指标影响的研究还不够深入,特别对机理性研究还鲜见报道,在不同的地区,对作物的反应的结论还有较大的差异<sup>[7]</sup>。

当前,国内、外对CO<sub>2</sub>的施肥效应和温室效应有了给予高度关注<sup>[8-10]</sup>,研究方法主要是观测试验和模型模拟,前者研究CO<sub>2</sub>浓度增加对作物生理生化、形态结构等的影响及其机理。美国、澳大利亚、欧盟、日本等开展了多年的控制系统或开放式(free-air CO<sub>2</sub> enrichment,FACE)系统试验研究,后者提高了试验精度<sup>[1]</sup>。但是,除去极高的投入外,FACE系统对CO<sub>2</sub>增高的渐进性及CO<sub>2</sub>与温度等因子协同作用方面模拟效果不强;而半开放式二氧化碳-温度梯度系统在保证试验精度的同时,对以上功能有所补充<sup>[10]</sup>。本文旨在应用半开放式二氧化碳-温度梯

度系统,对水稻在全生育期不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处理下的生理反应进行研究,探索CO<sub>2</sub>浓度升高对作物生长发育的影响机理,为适应全球气候变化的水稻生产粮食安全对策提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料与设计

应用半开放式二氧化碳-温度梯度系统<sup>[10]</sup>,在水稻全生育期内通过人为喷施二氧化碳,并完全控制系统内二氧化碳浓度和温度,模拟未来气候情景。系统的基本原理是以室内外温差为依据,自动调节风扇转数,通过排风量的变化来控制温度和CO<sub>2</sub>,并形成稳定CO<sub>2</sub>浓度和温度梯度。系统内3个监测器所在点CO<sub>2</sub>浓度分别为450、550和650 μmol/mol,误差控制在10%;温度分别比同期大气温度高出1.0、1.5和2.0,误差范围0.5。整个设备26 m长,4.2 m宽,2.4 m高。在系统中心及其相距7 m处各安装一套CO<sub>2</sub>与温度传感器,适时监控3点的数据,并通过电脑程序控制CO<sub>2</sub>的释放量。

试验于2005年在中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所实验站进行(40°13'N,116°14'E)。以中晚粳稻中作93为供试品种,4月下旬育苗,5月28日人工移栽,行距为30 cm,株距为13.3 cm,每穴3苗,10月28日收获。自移栽之日起,全天24 h施加CO<sub>2</sub>,直到水稻成熟。系统内进行CO<sub>2</sub>浓度梯度和温度梯度处理,即处理1(450 μmol/mol, +1.0)、处理2(550 μmol/mol, +1.5)、处理3(650 μmol/mol, +2.0)3个水平,每个小区设2次重复,小区面积为3.5 m×1.5 m,中间过道40 cm,边际留出40 cm。系统外设4个3.5 m×1.5 m对照小区(CK),自然大气CO<sub>2</sub>浓度(取平均值)和温度条件,并记为CK=400 μmol/mol及自然温度,保持系统内外的其他条件相同。

### 1.2 测定项目与方法

在分蘖期、拔节期、抽穗期、灌浆前期、灌浆中期测定水稻叶片生理指标,包括叶绿素含量、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、游离脯氨酸含量。每小区选3~5片叶,分蘖期、拔节期、抽穗期取倒二叶,灌浆前期、灌浆中期取剑叶。

使用北京瑞利分析仪器公司生产的UV-9200紫外可见光光度计测定叶绿素含量<sup>[11]</sup>,计算平均值;采用蒽酮-硫酸法测定叶片可溶性糖含量<sup>[11]</sup>;用考马斯蓝-G250染色法测定叶片中可溶性蛋白含

量<sup>[12]</sup>;根据茚三酮反应法测定叶片中游离脯氨酸含量<sup>[12]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 叶绿素含量

水稻移栽缓苗后的分蘖期叶绿素含量较高,拔节期叶绿素含量表现浓度偏低,然后略微逐渐升高。处理之间前期差异不大,后期随 CO<sub>2</sub> 浓度增高叶绿素含量的增加量表现加大趋势。到灌浆期,CO<sub>2</sub> 处理区叶绿素含量明显升高,而处理 2 和处理 3 使叶绿素含量增加 13.41%~16.74%。统计分析表明,灌浆中期 CO<sub>2</sub> 处理与对照存在显著差异 ( $F = 4.711, F_{0.05} = 3.49$ )。进一步多重比较发现,与对照相比,处理 2 和处理 3 差异显著,而处理 1 不显著。表明 CO<sub>2</sub> 浓度和温度的增加促进了水稻叶片叶绿素生成,提高了叶片叶绿素含量,特别在生育后期表现更为明显。

叶绿素含量与光合速率的关系比较复杂。多数研究表明叶绿素含量与水稻光合速率呈正相关,生产实践中许多栽培农艺措施也显示出光合作用与叶绿素含量是密切相关的。但试验也表明,当叶绿素含量超过 4~5 mg/dm<sup>2</sup> 后,光合速率并不随叶绿素含量的增加而增加,出现了光合速率的饱和现象。为此有人认为叶绿素存在一个最高值,或者与叶绿素 a/b 比值有关。

比较不同生育阶段叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值(表 1),在分蘖期和拔节期,随 CO<sub>2</sub> 浓度与温度升高,叶绿素 a/b 略有增大,表明叶绿素 a 含量增加较多;抽穗及灌浆期间,不同 CO<sub>2</sub> 浓度与温度处理没有对叶绿素 a/b 比值发现影响,与对照值极为接近。

表 1 不同阶段各处理的叶绿素 a/b 的比值

Table 1 Chlorophyll a/b of different treatment in each growth stage

CO <sub>2</sub> μmol/mol + 处理	分蘖期	拔节期	抽穗期	灌浆前期	灌浆中期
450, +1.0	3.074 7	3.403 4	2.530 8	3.051 4	3.075 6
550, +1.5	3.689 4	3.668 6	2.737 6	3.026 5	3.005 4
650, +2.0	4.436 7	4.237 2	2.477 3	3.046 7	3.002 5
CK(400, 常温)	3.066 6	3.102 1	2.992 2	2.994 7	2.994 4

### 2.2 可溶性糖含量

可溶性糖是作物碳素营养中的主要营养物质,

他们可以合成纤维素组成细胞壁,转化并组成核酸、核苷酸等其他有机物质,作为呼吸基质,它还为作物的各种生命过程和生命活动提供所需能量。叶片中可溶性糖含量的高低是反映植株光合能力的重要生理指标,也是体现群体的生理特性和光合环境的综合性指标,而可溶性糖又是作物光合作用的主要产物,所以作物体内可溶性糖含量的高低可以直接反映光合作用的状况。图 1 表明可溶性糖含量的变化与叶绿素含量变化走势相同,分蘖期高 CO<sub>2</sub> 浓度与温度处理使之含量略低,自拔节期开始,CO<sub>2</sub> 处理使可溶性糖含量有所升高,比对照增加 6.06%~14.82%。统计分析表明在灌浆中期个处理间达到显著差异 ( $F = 5.92, F_{0.05} = 3.49$ )。多重比较表明,处理 1 和处理 2 比处理 3 有显著增加,预示着 CO<sub>2</sub> 浓度与温度增高可以增加可溶性糖含量,但浓度过高会起到抑制作用。

### 2.3 可溶性蛋白含量

蛋白质是一种重要的代谢产物,并且含有大量调节酶,其中核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)是水稻进行 CO<sub>2</sub> 固定的关键酶,CO<sub>2</sub> 浓度的变化对 Rubisco 固定 CO<sub>2</sub> 能产生直接影响。本研究初步测定了水稻叶片蛋白质含量,图 1 可以看出,蛋白质含量总体上在生育前期迅速升高,在拔节期达到最大值,然后逐渐下降。高 CO<sub>2</sub> 浓度与温度处理使蛋白质含量低于对照,在抽穗期和灌浆中期趋于一致。各个生育阶段对 CO<sub>2</sub> 浓度与温度升高反应不同,但主要是含量降低的趋势,对照在全生育期内变化最为平缓。统计分析表明,各个处理之间在各个生育阶段均没有达到显著水平。

### 2.4 游离脯氨酸含量

作物体内脯氨酸含量在一定程度上反映作物体内的水分情况,缺水时体内的脯氨酸含量增加。所以,脯氨酸可以作为作物缺水情况的生理指标,也可以用它来衡量作物水分利用情况。图 1 可以看出,水稻生育前期高 CO<sub>2</sub> 浓度与温度处理的小区脯氨酸含量高于对照,在抽穗期达到相同,在灌浆前期明显低于对照,统计分析也表明,灌浆初期处理间达到极显著水平,与对照相比,各处理都显著降低了脯氨酸含量。处理之间,处理 3 和处理 2 又显著低于处理 1。最主要的原因是 CO<sub>2</sub> 浓度的增高有效地提高了水稻生育后期水分利用率,从而使脯氨酸含量显著降低。

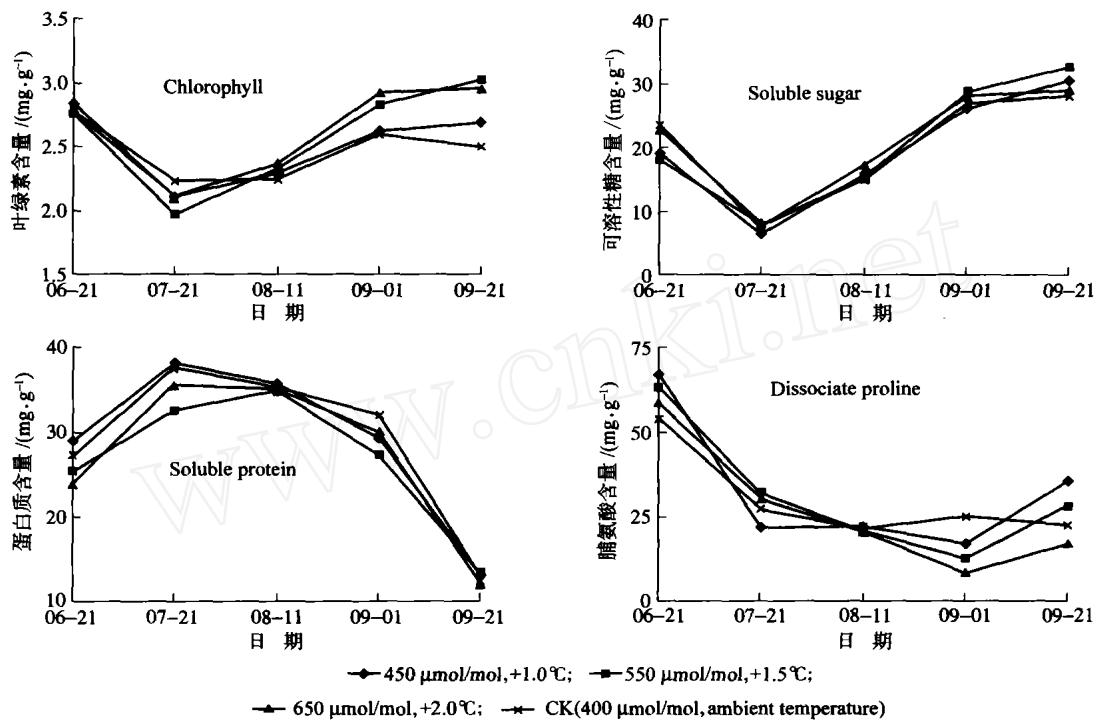


图1 CO<sub>2</sub>与温度增加对水稻生理性状的影响

Fig. 1 Effects of CO<sub>2</sub> enrichment and temperature increase on physiological characteristics of rice

### 3 结论与讨论

本研究表明,CO<sub>2</sub>浓度与温度增高提高了水稻叶片叶绿素含量,后期表现更为明显,550 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度及温度升高1.5和650 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度及温度升高2.0处理使叶绿素含量增加13.41%~16.74%。主要由于处理延长了水稻生育期(比对照延长15 d),使叶片保持绿色的时间更持久,也最终使得水稻产量提高。生育前期叶绿素a/b的比值高,CO<sub>2</sub>浓度处理略有升高,后期则比例相近,总体影响不大。以往对光反应过程的研究表明<sup>[6]</sup>,CO<sub>2</sub>倍增可提高大豆叶绿素和类胡萝卜素的含量(不同品系提高幅度不同);高CO<sub>2</sub>浓度下(600 μmol/mol),杂交稻叶片叶绿素含量和类胡萝卜素含量降低,生长后期降解加快,抑制水稻的暗呼吸。由此可以认为CO<sub>2</sub>浓度增加对作物光反应过程的影响因作物种类和品种不同而存在差异。

可溶性糖含量自拔节期开始,550 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度及温度升高1.5和650 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度及温度升高2.0处理比对照增加6.06%~14.82%。这可能与光合产物相互转化为水稻生长所需要的物质和能量的过程有关,整个生育期特别

是前期高CO<sub>2</sub>浓度处理长势旺盛,后期使可溶性糖在叶片中仍有一定程度的积累,并且生育期延长,所以含量有所增加。研究也表明,CO<sub>2</sub>浓度处理能显著提高水稻茎鞘中的可溶性糖含量<sup>[13]</sup>。可溶性蛋白含量在生育前期整体升高,在拔节期达到最大值,然后逐渐下降。在分蘖期、拔节期及灌浆前期高CO<sub>2</sub>浓度处理使叶片可溶性蛋白含量明显低于对照,在抽穗期和灌浆中期趋于一致。对稗草(C<sub>4</sub>植物)研究也发现,分蘖期和拔节期稗草叶片可溶性蛋白含量大幅度下降,拔节期仅为对照的62%<sup>[14]</sup>。这可能是因CO<sub>2</sub>浓度处理使水稻生育前期长势旺盛,蛋白质含量相对降低。水稻生育前期,CO<sub>2</sub>浓度处理小区脯氨酸含量高于对照,抽穗期达到相同,灌浆前期明显低于对照,可能是CO<sub>2</sub>浓度处理提高了水分利用率,从而使脯氨酸含量显著降低。

CO<sub>2</sub>浓度升高对作物生长发育及产量形成的影响在个体水平上根本体现在生理、生化的影响。而个体生理、生化的变化又是群体变化的基础,也是对群体进行模型模拟研究的基础。只有从个体入手,才能为群体产量预测、模型模拟以及更广义上的粮食生产与粮食安全提供可靠的理论依据。本研究初报了部分试验结果,表明高CO<sub>2</sub>浓度处理改变了水

稻生理性状,并且在不同生育阶段各性状反应不同,也改变了水稻生长对物质和能量的需求平衡,为水稻产量的最终变化提供了证据和支持。还有必要对其他相关生理指标进行扩展以及对相关指标的内在关系做进一步的机理研究。

### 参 考 文 献

- [1] Kimball B A, 朱建国,程磊,等. 开放系统中农作物对空气 CO<sub>2</sub> 浓度增加的响应[J]. 应用生态学报,2002,13(10):1323-1334
- [2] Baker J T. Yield response of Southern U. S. rice cultivars to CO<sub>2</sub> and temperature [J]. Agr For Meteorology, 2004, 122(3-4): 129-137
- [3] 王修兰,徐师华,梁红. CO<sub>2</sub> 浓度增加对 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 作物生育和产量影响的实验研究[J]. 中国农业科学,1998,31(1):55-61
- [4] Kobayashi K, Lieffering M, Kim H Y. Growth and yield of paddy rice under free-air CO<sub>2</sub> enrichment[M]. Shiyomi M, Koizumi H, eds. Structure and Function in Agroecosystem Design and Management. Boca Raton: CRC Press,2001:371-395
- [5] Lin Erda, Xiong Wei, Ju Hui, et al. Climate change impacts on crop yield and quality with CO<sub>2</sub> fertilization in China[J]. Philosophical Transactions of Royal Society B, 2005 (360): 2149-2154
- [6] 唐如航,郭连旺,陈根云,等. CO<sub>2</sub> 倍增对水稻光合作用和 Rubisco 羧化酶的影响[J]. 植物生理学报,1998,24(3):309-312
- [7] 廖轶,陈根云,张海波,等. 水稻叶片光合作用对开放式空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高(FACE)的响应与适应[J]. 应用生态学报,2002,13(10):1205-1209
- [8] Kim H Y, Horie T, Nakagawa H, et al. Effects on elevated CO<sub>2</sub> concentration and high temperature on growth and yield of rice[J]. Jap J Crop Sci,1996,65(4):634-643
- [9] Asseng S, Jamieson P D, Kimball B A. Simulated wheat growth affected by rising temperature, increased water deficit and elevated atmospheric CO<sub>2</sub>[J]. Field Crops Research, 2004, 85:85-102
- [10] 白莉萍,仝乘风,林而达,等. 基于 CTGC 实验系统下面包小麦主要品质形状的研究[J]. 植物生态学报,2005,29(5):814-818
- [11] 张宪政. 作物生理研究法[M]. 北京:农业出版社,1992
- [12] 张志良,翟伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,2003
- [13] 黄建晔,杨洪建,董桂春,等. 开放式空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高对水稻物质生产与分配的影响[J]. 应用生态学报,2002,13(10):1210-1214
- [14] 陈根云,廖轶,蔡时青,等. 水稻田稗草叶片光合作用对开放式空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高(FACE)的适应[J]. 应用生态学报,2002,13(10):1201-1204